



**University of
Zurich**^{UZH}

**Zurich Open Repository and
Archive**

University of Zurich
University Library
Strickhofstrasse 39
CH-8057 Zurich
www.zora.uzh.ch

Year: 2003

Rules in morphology and evolution revealed by the study of flowers

Shimizu, Kentaro K

Other titles:

Posted at the Zurich Open Repository and Archive, University of Zurich
ZORA URL: <https://doi.org/10.5167/uzh-76555>
Book Section

Originally published at:

Shimizu, Kentaro K (2003). Rules in morphology and evolution revealed by the study of flowers. In: Sekimura, Toshio; Noji, Sumihare; Morita, Rihito. Diversity in Pattern and Form of Biological Systems - From DNA to Ecological System -. Tokyo: Shokabo, 137-151.

(Tsukaya & Tsuge, 2001), 温室植物 (Tsukaya, 2002 d) など, 興味深いものが数多く知られている。今後は, こうした少数の遺伝子変異によって生じたと推定される形質について, より具体的な遺伝的背景が明らかになるものと思われる。

ただし, 形態形成に関する私たちの理解, とくに遺伝学的制御についての理解は, まだ非常にプリミティブな段階にすぎない。地球上に存在する植物の姿の多様性の前では, 依然, ほとんど無力といっても良い程度である。よりいっそうの分子遺伝学的理解の進展が求められる。一方, 野外における植物の形態の多様性に関しては, 遺伝学的あるいは生理学的な解析がほとんどなされてこなかった。12-3 節で触れたように, 溪流沿い植物について遺伝学的な解析がなされはじめたのは, ごく最近になってのことである。しかし, いつか植物界全体を相手にできるほどに研究を高めるためには, 植物の基本的な仕組みを熟知しておくことが大前提であり, 必須である。植物の形態進化を論じる研究者が, より多く, またより深くモデル植物の研究に関心を抱き, また参与されることを期待したい。

謝 辞

本章でご紹介した研究には, 東京大学の加藤雅啓教授, 内宮博文教授, 柘植知彦博士, 中谷正樹氏, および Kim Gyung-Tae 博士 (現 韓国・東亜大学助教授), の支援・助力を得た。また文部省 (現 文部科学省) からは科研費による各種研究助成 (奨励研究 A, 重点領域研究, 特定領域研究, ならびに海外学術調査) を受けたほか, 農林水産省からは『バイオデザイン計画』助成, 科学技術振興事業団からはさががけ研究 21『形とはたらき』の助成を受けた。記して感謝したい。

13. 花からまなぶ形態・進化の法則性

清水健太郎

自然界には驚くほどさまざまな形の生物がみられる。人類の知的好奇心は, この多様性のなかに, 共通性・普遍性, 大げさに言えば, 法則や統一理論を見つけようとしてきた。花は昔からその中心的題材で, 文豪ゲーテ (1749~1832) も花の観察から形態学という学問をつくった。それから 2 世紀を経た今, 遺伝子レベルで共通性が理解されるようになった。さらに, 「違い」を共通の遺伝子システムのなかの小さな差で説明する試みも始まっており, その先駆的な例を紹介したい。

13-1 花の「統一理論」

13-1-1 ゲーテの統一理論としての形態学：花は葉の変形

ゲーテは, 花の進化, ひいては「形態の法則」を考える出発点である。彼は 1790 年に『植物変態論』のなかで, がく片も花びらも雄しべも雌しべも, すべて葉の変形であると述べた (図 13-1)。その証拠として, 維管束など内部構造の類似や, 花びらと雄しべの両者の性質をもった中間型など多数の例をあげた。そして, 葉や花びらの本質としての抽象モデルとして, 原型 (理想型, type) の概念を提唱した。自然界の多様性に共通性・法則を見つけようとするのはゲーテのライフワークで, たとえば, 動物については頭蓋骨は脊椎骨の変形だと主張した (この説は現在では支持されていない)。このような研究から彼は, 形態学の提唱者として科学史にも名を残すことになった。彼の考えの背景には, 神は自然をつくるときに適当につくったはずがない, 定まったプランに基づいてつくったはずだ, という信念があった。

生物形態に法則性を見つけようとする流れは, 19 世紀前半には, 自然神



図13-1 ゲーテの描いた植物
(『ゲーテ全集』潮出版社より)

学(博物学)の二大潮流の一つとなっていた。生物の構造をよく調べると驚くほど共通性が見られる、よってこれは神がつくったに違いない、として神の存在証明の形をとった。この流れは「観念論」と呼ばれ、ゲーテの原型を受け継いで相同(homology)の概念を提唱したりチャード・オーエンや、エビの背腹をひっくり返したら脊椎動物と重なると指摘したジョフロア・サン＝ティレールらが知られる。もう一方の流れは「デザイン効用論」と呼ばれ、イギリスの哲学者ヒュームも加担している。たとえば、ハチの雌そっくりな花をつくるランは、ハチの雄を引き寄せて送粉させる。こんなに適応的なよくできたものが自然にできるはずはない、よって神がつくったに違いない、と主張した。

この時代までは、社会との折り合いをつけるためにも神を取り入れざるを得なかった。神を排除して科学的根拠を与えたのがダーウィンの進化論である。生物学史上最大の統一理論として、観念論とデザイン効用論の両方の流れに説明を与えた。生物の形態に類似性が見られること(観念論)は、進化を認めれば、共通祖先からの変化を伴う由来、ということで簡単に説明がつく。これ以前は、相同を探る試みは概念的にすぎなかったが、ダーウィン以降は、共通祖先を探る、つまり化石などで検証しうる実体を探る科学となった。ちなみに、生物の適応(デザイン効用論)は、祖先からの変化が自然選択によって行われることで説明される。

その後の形態学は、種子植物の形態をたった三つの基本器官で説明する方向に進んだ。葉、茎、根、そしてそれらの変形と合着ですべてを説明する。

花についても、教科書的な模式図があり、葉の変形としての、がく片、花弁(花びら)、雄ずい、心皮(雌しべ)が外から順に並ぶとする。しかし、本当にそれでよいのだろうか。葉の変形といったところで、それ以上の実証は難しく、またブナの花には花弁が見あたらないし、イネ科の地味で複雑な花に関しては、どこが花弁やがく片に相当するか長年論争が続いた。

こうした問題に解決を与えたのが、モデル植物シロイヌナズナ(*Arabidopsis thaliana*)やキンギョソウ(*Antirrhinum majus*)を用いた分子遺伝学的解析である。実験発生学が長い間かかっても解き明かせなかった花の設計図が、1980年代半ばからの数年ほどで明らかになったのである。

13-1-2 分子レベルでの検証: ABC モデル

八重咲きは、サクラやツバキをはじめ多くの植物で知られており、園芸品種として古くから珍重されていた。これは、雄しべが花びらに、雌しべががく片(または次の花)に置き換わったホメオティック突然変異体だと解釈される。有名なABCモデルは、シロイヌナズナやキンギョソウのホメオティック突然変異体を巧みに利用することでつくられた(詳しい経緯は、後藤, 1994を参照)。

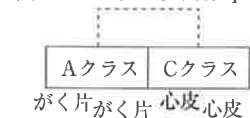
ABCモデルは、ABCクラスという3種のホメオティック遺伝子の組み合わせで四つの花器官の分化を説明するモデルである。図13-2aのように、A, B, Cクラスの遺伝子が空間的にずれた位置で機能する。Aクラス遺伝子だけが働くとがく片になり、AクラスとBクラスが両方働くと花弁になる、などとする。たとえば、Bクラスの突然変異体では、花弁があるべき位置でAクラス遺伝子のみ働くためのがく片がつくられてしまう(図13-2b)。原因遺伝子がクローニングされると、ほとんどがMADSボックスと呼ばれるドメインをもつ転写因子をコードしており、発現場所も機能場所に一致していた。BクラスとCクラスの遺伝子を強制的に全体で発現させると、予想通り雄しべばかりの花がつくられるなど、モデルはさまざまに検証されている。

ABCモデルが生物の普遍性に関して示唆したことは多い。まず一つ目に、

(a) 花の模式図とABCモデル



(b) Bクラス突然変異体 $ap3$ の花



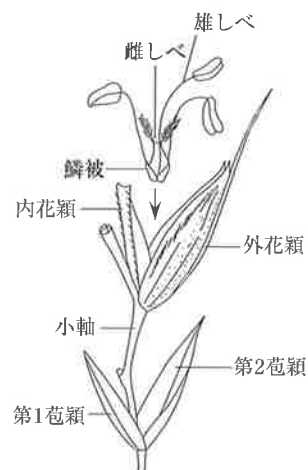
(c) キンギョソウの花の背腹軸
CYCLOIDEA + DICHOTOMA
に指定される領域



図 13-2 さまざまな花と ABC モデル

a: 花の模式図とABCモデル。b: Bクラス突然変異体 $ap3$ の花。c: キンギョソウの花の背腹軸。d: イネ科の典型的な「花」(dは『植物の世界 117』朝日新聞社より)

(d) イネ科の典型的な「花」



A クラス, B クラス, C クラスの三つとも機能を欠損させると, 花器官が葉のようになった (図 13-3)。これは, 花器官は葉の変形だというゲーテの説の強力な検証である。二つ目に, シロイヌナズナ, キンギョソウ, ペチュニアなど, 真性双子葉類に属する花については, 共通の機構で花がつくられ, それらは相同であることが強く示唆された。三つ目に, 動物の前後軸形成を行う Hox 遺伝子群と驚くほど共通したシステムである。体節構造, つまり似ていながら少しずつ異なる繰り返し構造をつくるにあたって, ある転写因子が重複により数を増やして空間的にずれて発現するというシステムが動植物で 2 回独立に採用されたことになる。その後さらに, キンギョソウの花の

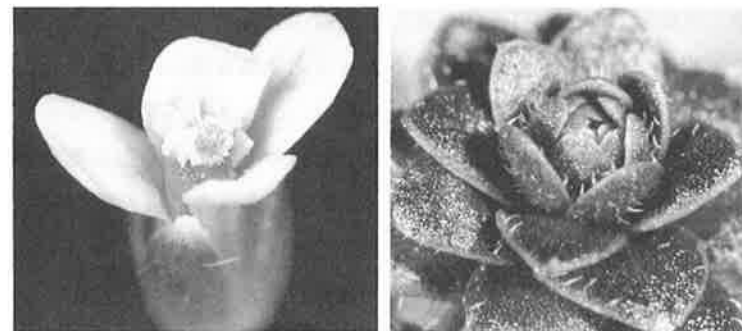


図 13-3 左: シロイヌナズナの野生型の花。右: ABC クラス三重突然変異体の花。すべての器官が葉に置き換わっている。

背腹軸も同じシステムで形成されることが明らかになった (図 13-2 c. Luo *et al.*, 1999)。TCP ドメインをもつ CYCLOIDEA 遺伝子, DICHOTOMA 遺伝子がそれぞれ背側花弁とその背側部分で発現して背腹軸を決定していたのである。使われている分子自体は, 花の放射軸では MADS ボックス, 花の背腹軸では TCP ドメイン, 動物前後軸では Hox と異なるため, 別々に進化したのは確かである。多細胞生物のとりうる戦略は思ったより限られているのかもしれない。さらに, ショウジョウバエの Hox 遺伝子群が不適切な場所で発現するのを抑制している Polycomb 遺伝子群が, シロイヌナズナの MADS 遺伝子の発現も抑制していることが明らかになり, 驚くほどに並行して進化が起こったことがわかってきた。

花器官は葉の変形だというゲーテの説に対して, 前述したように, 花器官を葉に変えるという検証は ABC 遺伝子すべてを欠損させることによって得られた。では, 逆に葉を花器官に変えることはできるのだろうか。最近になり, E クラス遺伝子と名付けられた SEPALLATA1/2/3 遺伝子の解析が報告された (D クラス遺伝子とは, 胚珠発生を司る遺伝子のことを指す)。これらも MADS ボックス遺伝子であり, 欠損すると, 花弁, 雄しべ, 雌しべががく片にホメオティックに変換する (Pelaz *et al.*, 2000)。そして, E 遺伝子を ABC 遺伝子と組み合わせて葉で発現させることで, ついに葉が花

弁や雄しべに変わった (Homma & Goto, 2001)。ゲーテ自身、これほどの展開を予想しただろうか。メフィストフェレスに魂を売ってでも、長生きして進展を見てほしかったものである。

ところで、鮮やかに見える ABC モデルだが、花の発生に関して未知の部分は多い。ショウジョウバエでは Bicoid タンパク質の濃度勾配などホメオティック遺伝子の発現場所を決める機構が明らかになっているが、ABC の発現場所がどう決まるかまったく不明である。また、4 種の器官の場所がどう決まるのかわからない。葉や花器官の配置は、葉序 (phyllotaxy) と呼ばれている。その幾何学的な配置に関する数理的な解析は伝統があり、フィボナッチ数列や黄金比が見られることがわかっている。シミュレーション研究と古典的実験発生学による研究は、抑制性の濃度勾配による葉序形成を示唆している (11-3-2 項参照)。葉が抑制性物質を分泌し、その抑制性物質の濃度の薄いところに次の葉がつくられる、とするものである (Callos & Medford, 1994)。しかし、分子レベルではまったく解明されていない。手がかりとなりうる遺伝子は、4 枚のがく片のうちで横の位置の 2 枚の発生を制御するホメオボックス遺伝子 *PRESSED FLOWER*、また、欠損するとがく片や花弁が 5 枚になる *bZIP* 遺伝子 *PERIANTHIA* などであろう (Chuang *et al.*, 1999; Matsumoto & Okada, 2001)。量的形質をいかに遺伝子レベルで解析するかは、これからの重要な課題である。一つの有望なアプローチは、実験室で作成した突然変異体ではなく、自然に生えている系統間の変異を利用する方法である。たとえば、花弁などの形の変異に関して、すでに QTL マッピングによって遺伝子の数や染色体上の位置が調べられており、近い将来に遺伝子が単離されるだろう (Juender *et al.*, 2000; Alonso-Blanco & Koornneef, 2000)。

13-1-3 「法則」の適用範囲を広げる：イネ科の花

違うと思っていたものが、同じものであるとわかる。これは、ニュートンが月の公転とリンゴの落下が同じ法則で説明できることを示したのと同様に、科学として価値が高いことであろう。

イネ科の花は、前述のように地味で複雑な構造をしている。典型的な被子植物の花の模式図にはおよそ当てはまらない。小穂とも呼ばれるが、それはそもそもどこまでが花で、どこからが花を包む苞葉なのかがはっきりしないからである。内側から、一つの雌ずい、三つ (または六つ) の雄ずい、そこまではよい。つづいて、小型の二つの鱗被、一つの内花穎、一つの外花穎、第 2 苞穎、第 1 苞穎に包まれている (図 13-2 d)。では、どこが花弁やがく片に相当するのだろうか。そもそも、花弁とがく片に相当する構造が存在するのだろうか。

トウモロコシの *silky1* 突然変異体は、雄ずいが心皮化し、鱗被が内花穎/外花穎の性質をもつというホメオティック突然変異体である。そして、原因遺伝子がクローニングされてみると、シロイヌナズナ B クラス遺伝子 *AP3* (図 13-2 b) に高い相同性を示した。発現場所は雄ずいと鱗被であった。このことにより、鱗被が花弁に相同であることが示された。またさらに、B クラスと C クラスの二重突然変異体は、シロイヌナズナではがく片ばかりの構造になるが、トウモロコシでは、内花穎と外花穎の両者の性質をもつ器官ばかりになった。これは、内花穎と外花穎の両者ががく片に相同であることを示唆する (Ambrose *et al.*, 2000)。しかし、形態学の解釈と大きく食い違っている。トウモロコシやイネで A クラスと思われる遺伝子が単離されており (Kyojuka *et al.*, 2000)、その機能欠損突然変異体が解析されれば、そもそも A クラス遺伝子とは何かという問題を含め、多くのことが明らかに become することと期待される。

自然界を見渡せば、ラカンドニアという雄ずいと雌ずいの位置が逆転した花など、奇妙な生物はいくらでもいる。以上のような「比較発生遺伝学」によって、形態学で困惑していた多様な器官の解釈が可能になるだろう。

13-2 大きな違いを小さな変化で説明する

これまでの話は、生物の形の普遍性についてである。しかし、現実には生物の形は多様である。同じだと言っているだけでは、多様性の理解には至らな

い。一方で、違いばかり強調していても面白くない。大きな形態差が、共通のシステムのなかでの小さな違いによってつくられていることがわかれば、多様性を深く理解したといえるだろう。このような理解はまだ始まったばかりであるが、ここでは解析の進んでいる先駆的な例を紹介する。動物進化も含めて、遺伝子レベルの解析で示唆が続いている「法則」は、遺伝子産物の変化ではなく、発現制御の変化や遺伝子機能の喪失によって形態進化が起きていることである。

13-2-1 TCP ドメイン

TCP ドメインとは耳慣れない言葉であるが、トウモロコシ *TEOSINTE BRANCHED1*, キンギョソウ *CYCLOIDEA*, イネ *PCF* に代表される bHLH DNA 結合ドメインの一種に名付けられたものである。

(1) *CYCLOIDEA* 遺伝子による花の背腹性の進化

ホソバウンラン (*Linaria vulgaris*) は、キンギョソウと同じゴマノハグサ科に属し、背腹非対称な花をもつ。250 年以上も前に分類学の大家リンネが、背腹対称に変化した系統を自然界から見つけていた。前述のように、キンギョソウの花の背腹性は *CYCLOIDEA* などの遺伝子によって決められている。そこで、背腹対称の系統の *CYCLOIDEA* 遺伝子を調べたところ、高度にメチル化されて転写が抑制されていた (Cubas *et al.*, 1999)。自然界でメチル化により形態進化が起こったというのは予想外の結果である。メチル化による抑制は容易に元に戻ることが可能で、実験室で背腹非対称に戻った例が観察されている。

今後、ほかの例が出てくるかどうかを見極める必要があるが、可逆的な進化を起こすメカニズムとして魅力的である。

(2) プロモーター進化によるトウモロコシの栽培化

トウモロコシは、人為選択により約 1 万年をかけて原種テオシンテからつくられた。自然選択と同じ過程であるかどうかはわからないが、進化を分子レベルで解明する一つのモデルとなりうる。トウモロコシとテオシンテは見かけはひどく異なるが、掛け合わせ可能である。このことを利用した QTL

マッピングにより、たった五つの遺伝子の変化で形態変化の大部分が説明できることがわかってきた。そのうちの一つ、*TEOSINTE BRANCHED1* 遺伝子は、側枝の発生を抑えて主茎に大きく実らせる働きをもち、TCP ドメインをもつタンパク質をコードしていた。トウモロコシとテオシンテで遺伝子配列を比較したところ、人為選択がかかったのはアミノ酸をコードしている領域ではなく、発現調節をしているプロモーター領域であることが示された。実際、トウモロコシでは発現量が上昇することで側枝の発生を抑えていると考えられている (Doebley *et al.*, 1997; Wang *et al.*, 1999)。

13-2-2 種の違いの遺伝学

ゲノム配列が続々と明らかになり、また遺伝子の機能も解明されてくると、かなりの部分の遺伝子が全生物に共通していることがわかってきた。たとえば、ヒトとチンパンジーでは塩基配列が 98 % 以上同じだという。しかしながら、一方で自然界には 100 万を優に越す多様な種が存在する。では、どこが違うことで、違う種だといえるのだろうか。ヒトの方がチンパンジーより頭がよいから違う種なのか、それともヒトが直立二足歩行するからなのか。マイヤーによる生物学的な種の定義によれば、どちらも違う。ヒトとチンパンジーの間には繁殖可能な子ができない、よって違う種なのである。別の言葉で言えば、交配しないために遺伝子プールが共有されず、それぞれ別の方向に進化する。これを生殖隔離という (Futuyma, 1998)。チンパンジーとヒトの例では、視覚的な違いで交尾に至らないし、またたとえ受精しても染色体数が違うので子孫はつくられないだろう。

生殖隔離は、有性生殖過程のどこかの段階が種間で遺伝的に異なるために起こる、とされる。そこまでは古典的に知られていたが、では、どの遺伝子なのか。また、いくつの遺伝子の変化が必要なのだろうか。ショウジョウバエでは、古典的な遺伝学により、小さな影響しかない多くの遺伝子の組み合わせで生殖隔離が起こるとされているが、果たしてそれは植物も含めて一般的なのだろうか。

(1) 花の形による生殖隔離

花の美しさの機能は、花粉を運んでくれる動物を引き寄せることだと考えられるが、それがハチなのか鳥なのかによって花の形も変わってくる。ゴマノハグサ科の *Mimulus lewisii* は小型のピンク色の花で、濃縮された少量の蜜を分泌し、ハチを呼び寄せる。*M. cardinalis* は大型の赤い花で、大量の蜜を分泌し、鳥を呼ぶ。この2種は同所的に存在するが、送粉者がハチと鳥で違うため、自然界で交配することはない。つまり、花の形の違いにより、受粉前に生殖隔離が起こっている。一方で2種は非常に近縁であり、人為的に交配すれば子孫が得られる。この交配可能であることを利用して、QTL マッピングにより2種の花の形態差がいくつかの遺伝子によるのかが調べられた。予想外なことに、大きな影響をもつ少数の遺伝子の差だけで形態差が説明された。たとえば、色を決めるアントシアニンについては1遺伝子座だけで決まっていた。モデルとして、生殖隔離の成立の初期段階は3遺伝子の変化だったかもしれないと提唱された (Bradshaw Jr. *et al.*, 1995)。さらに、野外でもこれらの形質によって生殖隔離が起こっていることが確認されている (Schemske & Bradshaw Jr., 1999)。*Mimulus* は分子遺伝学的研究の環境が整っていないため、遺伝子そのものの単離はかなり困難であろうが、単離できたならば進化速度など多くの情報が得られるであろう。

(2) モデル植物シロイヌナズナの生殖隔離

生殖隔離に関する遺伝子を単離することを考えるならば、分子遺伝学の道具立ての整ったモデル植物シロイヌナズナを用いるのが便利であろう。イネやトウモロコシも分子遺伝学の系は整っているが、人の手でつくられた植物である点で問題が複雑になる。シロイヌナズナはヨーロッパなどに広く分布する野生種であり、また日本でも帰化ながら各地の道ばたで見られる。

これまでにシロイヌナズナの近縁種を使った研究は進んでいなかった。その一因には、アブラナ科の古典的な形態分類がまったく当てにならず、どの植物がシロイヌナズナにどの程度近縁なのか見当がつかなかったことがある。筆者らは、そこでまず、日本各地での採集やストックセンターからの取

り寄せによってアブラナ科植物を20種以上集めた。そして、分子系統樹が筆者らを含めた数研究室で描かれてみると、近縁といわれていた *Arabis* (ハタザオ属) は寄せ集めの多系統であることが明らかになり、大幅な分類の改訂が迫られている。

生殖隔離は有性生殖のどこかの過程が異なることによって起

こるとされる。筆者らの研究により、有性生殖過程というのは雌しべのなかでの非常に多段階の雌雄間の認識によって成り立っていることが明らかにされている (図13-4. Shimizu & Okada, 2000; 清水, 2000; Shimizu, 2002)。柱頭で雄の花粉が認識され、花粉管が伸長し、雌性配偶体からの2段階のガイダンスシグナルを受けて雄の花粉管が引き寄せられ、受精し、雌雄ゲノムのバランスを保って胚発生が進む、などの段階である。このうちどの段階で生殖隔離が起こっているのかを知るため、シロイヌナズナの柱頭にアブラナ科のさまざまな花粉を掛け合わせて、どの段階で拒絶されるかを調べた。まず、シロイヌナズナと遠縁のハナナなどでは、花粉管がガイダンスシグナルを受け取れず雌しべ内を迷走した。やや近縁なタネツケバナなどでは、花粉管ガイダンスが弱いながらも機能したが、受精は起こらなかった。近縁のミヤマハタザオなどは、受精して雑種がつけられたが、不稔であった。

これらの結果をまとめると、思いつく限りのほとんどの段階が、いずれかの種が不和合を示す場となっていた。おおざっぱなアナロジーであるが、これは細胞分化のシステムと似ている。多段階の遺伝子発現システム、すなわち転写、スプライシング、翻訳、mRNA分解という過程がまず法則・原理としてある (セントラルドグマとも呼ばれる)。そして、2種類の細胞の違

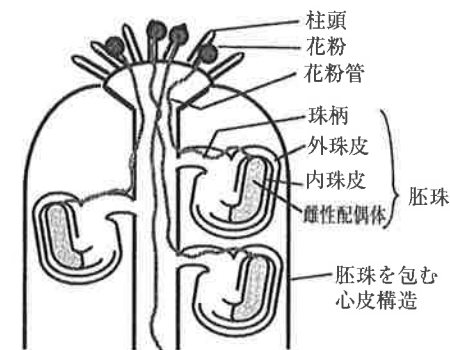


図13-4 シロイヌナズナの有性生殖過程

いを生む細胞分化には、このあらゆる段階の違いが使われている。たとえば、筋細胞の分化は転写レベルであり、昆虫は異なったスプライシングをすることにより雌雄の差をつくり出す。生殖隔離に戻って考えてみれば、多段階の有性生殖過程という「原理」があり、そのどの段階が変わっても隔離機構となる、と考えられる。

つづいて、どの段階で拒絶するかを系統樹のパターンに重ね合わせたところ、近縁な種ほど最後の段階まで進むという法則性が明らかになった。生殖隔離の成立過程については論争が続いているが、上述の結果は、集団が地理的に隔離されてそれぞれでランダムまたは選択により変化した結果として、ふたたび出会っても交配しなくなる、というモデルと矛盾しない。また、一度隔離が起こると、さらに早い段階での隔離も起こすことが有利なのかもしれない (Shimizu & Okada, 2000; Shimizu, 2002; 清水, 未発表)。

現在これらの結果をもとに、さまざまなアプローチを用いて生殖隔離に関わる遺伝子の単離を試みている。

13-3 花の起源：ダーウィンの「忌まわしき謎」

花は被子植物特有であり、花の起源の問題は被子植物の起源の問題と同じである。これが、信じられないほどにわかっていない。最古の花を同定することがまず必要であるが、25万種もあるためきわめて困難で、ダーウィンによって“abominable mystery” (忌まわしき謎) と呼ばれた。花の起源を、大進化 (高次分類群を生んだ進化) の一例として取り上げてみよう。

昔は、最古の花として単純な形の風媒花が考えられたが、二次的な退化だとわかって廃れた。20世紀半ばに提唱されたモクレン目説は、多数の雄しべと雌しべがらせん状配列する大型の花を最古とし、1984年には化石でも支持された。しかしながら、1990年代初頭に、古い地層から見つかった花粉がセンリョウのような小型の単純な花の花粉だとわかり、「古草本説」が脚光を浴びた。1990年代に入れば分子の時代となり、*rbcL* 遺伝子で分子系統樹が描かれてみると、思いもしなかったマツモという植物が最古と示さ

れた。別の遺伝子で系統樹を描くと、またほかの植物が最古になった。

1999年になって、ついに、遺伝子重複を巧みに利用した分子系統樹と、大量のシーケンスを用いた分子系統樹とにより、アンボレラ (*Amborella trichopoda*) というニューカレドニアの植物が最古であると一致して示された (Mathews & Donoghue, 1999)。現存する最古の花は、大きくも小さくもない、中くらいの大きさの花であった。

一方、被子植物 (花をもつ植物) は裸子植物から進化したのであるが、裸子植物のうち、ソテツ類、イチョウ類、グネツム類、球果類 (マツなど) のどれから進化したかも論争的であった。とくにグネツム類は花に類似した構造をもち、重複受精も見られることから有力候補であった。しかしながら、分子データがそろってくると、現生裸子植物のどれか一つが被子植物に近いということはなく、裸子植物で単系統をなした。つまり、現生裸子植物が各群に分岐する前、3億年以上前に被子植物の祖先は分岐していたことになる。一方で、最古の被子植物の化石として確実なものは1.3億年前からしか見つかっていない。ダーウィンからの謎は、長いミッシングリンクとしてそのまま残されることになった。

裸子植物からアンボレラまでをつなぐには、一つには化石の再検討が必要である。1.3億年より前にも、不確実ながら被子植物的性質をもつ化石はある。もう一つのアプローチは、被子植物特有の構造をつくる遺伝子の解析であろう。この点で最近注目されるのが、*FIL/YABBY* 遺伝子群である。

FIL 遺伝子は、葉や花器官の背腹軸の腹側をつくる遺伝子として単離された (Sawa *et al.*, 1999)。一方で、被子植物特有の構造である外珠皮、心皮 (図13-4) の形成に必要な遺伝子 *INO*, *CRC* がクローニングされてみると、どちらも *FIL* 遺伝子群に属していた (Villanueva *et al.*, 1999)。まだまだほかの遺伝子の解析も必要であるが、背腹性を決めていた遺伝子 *FIL* ファミリーが遺伝子重複を起こし発現場所を変えることが、外珠皮や胚珠を包む心皮の形成に関与した可能性がある。また、被子植物内で外珠皮を失った系統もあり、*FIL* ファミリーの変化による可能性が期待される。

MADS 遺伝子群については、被子・裸子分岐前の古い時期にすでに A, B, C クラスに分岐していたことが示唆されているため、被子植物の形成そのものには直接は関わっていないかもしれないが、裸子植物で A クラス遺伝子が消失したことは、裸子植物にがく片や花弁がないことと関係があるのかもしれない (長谷部・伊藤, 2000)。

被子植物を特徴づける重要な形質として、雌性配偶体も挙げられる。7 細胞 8 核にまで縮小した構造・重複受精・三倍体の胚乳といった形質は、被子植物が単系統であることの強い証拠とされてきた。最古の花が解明されたことにより、ここにも未解決の問題が浮かび上がってきた。最古のアンボレラは典型的な 7 細胞 8 核型なのだが (Tobe *et al.*, 2000), その次に古い被子植物であるスイレンがまったく違ったのである。雌性配偶体に 4 核しかなく、その結果として、胚乳が二倍体であった (Williams & Friedman, 2002)。Williams と Friedman は、スイレン型が被子植物の原始的形質であるという説を提唱したが、筆者が参加した国際学会でも激しい論争があり、決着をみていない。雌性配偶体発生に関する遺伝子は未だほとんど明らかになっていないが、* その解明が進めばさらなる証拠が得られると期待される (Shimizu & Okada, 2000; 清水, 2000)。

13-4 今後の展望

形の多様性を遺伝子レベルで理解するためには、モデル生物からほかの生物へ広がっていくことが必要なことは言をまたない。近い将来には、モデル生物以外のゲノム解析も容易になるだろう。しかし、ゲノム比較だけではどの遺伝子が多様性の原因かを定めることは困難である。

そこで分子遺伝学を用いるとなると、掛け合わせ可能で、 F_1 , F_2 といった子孫が得られる種群を選ぶことが重要である。いままで述べてきたトウモロコシとテオシンテ, *Mimulus*, シロイヌナズナ近縁種群などがその例である。花器官の数に多様性のあるマメグンバイナズナ種群を材料にしようという試みも注目される。

また、まったく手の着いていない課題として、ハチそっくりのランのような驚くべき適応が、いくつの遺伝子が、どの順で、どんな変化をすることによって可能なのか、という問題がある。多細胞生物の共通遺伝子システムの修飾として、こうした現象を説明できるようになった日には、私たちの多様性の理解はいまとは比べられないほど進んだといえるだろう。

謝 辞

本章の執筆にあたって幅広い御協力・御支援をいただいた京都大学大学院理学研究科の岡田清孝教授に感謝いたします。